

Literatur

- BAZAN, J. (1955): Untersuchungen über die Veränderlichkeit des Geschlechtsapparates und des Thymus der Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens fodiens* Schreber). Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska Sec. C 9, 213—259.
- BIEGER, W., und WAHLSTRÖM, A. (1938): Die wildlebenden Säugetiere Mitteleuropas. Heidelberg.
- BREHM, A. (1912): Die Säugetiere, Bd. 1. Leipzig und Wien.
- BRINK, v. d. F. H. (1957): Die Säugetiere Europas westlich des 30. Längengrades. Hamburg-Berlin.
- CANTUEL, P. (1946): Période de reproduction et nombre de foetus de quelques Micromammifères de la Faune de France. Mammalia 10, 140—144.
- CROIN-MICHIELSEN, N. (1966): Intraspecific and Interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* L. Arch. Néerl. de Zool. 17, 73—174.
- CROWCROFT, P. (1957): The life of the shrew. London.
- GAFFREY, G. (1961): Merkmale wildlebender Säugetiere Mitteleuropas. Leipzig.
- HEPTNER, W. G. u. a. (1956): Die Säugetiere der Schutzwaldzone. Berlin.
- PRICE, M. (1953): The reproductive cycle of the water shrew, *Neomys fodiens bicolor* Shaw. Proc. Zool. Soc. London, 133—143.
- REISE, D. (1968): Untersuchungen zur Populationsdynamik der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) und Hinweise auf Erdmaus und Waldmaus, *Microtus agrestis* (L., 1761) und *Apodemus sylvaticus* (L., 1758). Diss. Kiel.
- RICHTER, H. (1953): Zur Kenntnis mittelsächsischer Soriciden. Z. Säugetierkunde 18, 171—181.
- STEIN, G. H. W. (1961): Beziehungen zwischen Bestandsdichte und Vermehrung bei der Waldspitzmaus, *Sorex araneus*, und weiteren Rotzahnspeizmäusen. Z. Säugetierkunde 26, 1—16.
- STROGANOV, S. U. (1957): Die Säugetiere Sibiriens, Insektenfresser. Moskau.
- UTTENDÖRFER, O. (1939): Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen. Neudamm.
- ZIMMERMANN, K. (1961): Säugetiere; in: STRESEMANN: Exkursionsfauna von Deutschland. Wirbeltiere. Leipzig.
- ZIMMERMANN, K. (1967): Taschenbuch unserer wildlebenden Säugetiere. Leipzig—Jena.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. REICHSTEIN, 23 Kiel, Institut für Haustierkunde, Neue Universität

Das Problem des „Aktivitätssolls“ bei Muriden

Von KLAUS G. GELMROTH

*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel
Lehrstuhl für vergleichende Physiologie und Tierpsychologie*

Eingang des Ms. 20. 7. 1968

Viele Instinkthandlungen „ermüden“ nach häufigem Ablauf und sind erst nach einer Erholungszeit wieder auslösbar (vgl. z. B. PRECHT und FREYTAG 1958). Für einmalig ausgeführte Handlungen wird manchmal nur eine bestimmte „Tätigkeitsmenge“ bereitgestellt, z. B. für das Kokonspinnen von *Cupiennius salei* etwa 6400 Tupfbewegungen. Wird die Spinne, die normalerweise nur einen Kokon in ihrem Leben baut, nach der Anfertigung der Basalplatte gestört, so besitzt der danach hergestellte zweite Kokon nur eine unvollständige Platte (MELCHERS 1963).

Die Frage liegt nahe, ob auch bei der oft untersuchten täglichen Aktivität ein bestimmtes „Soll“ abgehandelt wird. *Außenfaktoren* beeinflussen die Aktivitätsmenge besonders bei wechselwarmen Tieren. Springspinnen und viele andere verlassen bei

ungünstigen Bedingungen ihre Schlupfwinkel nicht. Manche Tiere zeigen eine extreme Abhängigkeit von den Beleuchtungsverhältnissen. So sind die Männchen von *Schistocerca gregaria*, die unter Licht-Dunkel-Wechsel eine exogene Periodik aufweisen, im Dauerlicht fast ständig, im Dauerdunkel beinahe überhaupt nicht aktiv (ODHIAMBO 1966, s. auch LOHMANN 1967).

Unterschiedliche Aktivitätsmuster von Vertretern einer Art aus verschiedenen Gebieten können z. T. auf die differierenden Photoperioden, verschiedenes Klima usw., z. T. auf genetische Differenzierungen zurückzuführen sein (für Mäuse vgl. HART 1964, KALABUKHOV 1940, TUPIKOWA 1954 u. a.). Auch im Jahresrhythmus können sich bei den Muriden Aktivitätsmenge und -muster erheblich ändern (ASCHOFF 1964, BERGSTEDT 1965, REICHSTEIN 1962 u. v. a.; vgl. GELMROTH 1968, S. 54).

Bei manchen Tieren haben *innere Faktoren* einen sehr deutlichen Einfluß auf die Länge der täglichen Aktivität (PRECHT 1960, PLETT 1962). Bei der Springspinne *Salticus scenicus* (= *Epiblemum scenicum*) wird die Aktivitätszeit/Tag der Weibchen außerhalb der Fortpflanzungszeit eindeutig vom Sättigungsgrad der Tiere bestimmt. Hungrige Weibchen sind auf Grund des „Suchverhaltens“ stark aktiv. Diese hohe Aktivität wird durch die Ermüdung des Heranlaufens an Beuteattrappen und der damit verbundenen Ermüdung auch der anderen Teilhandlungen des Beutefangens (PRECHT und FREYTAG 1958) nicht herabgesetzt. Sind *Salticus*-Weibchen satt gefüttert, verlassen sie ihre Wohngespinnste kaum. Der Hunger bestimmt somit als endogener Faktor, ob die durch Zeitgeber vorgegebene Aktivitätsphase genutzt wird oder nicht.

In der Balzzeit tritt bei *Salticus*-Männchen ein Suchverhalten auf, das sich durch charakteristische Verhaltensweisen vom Futtersuchen unterscheidet und dem Geschlechtstrieb zugeordnet werden kann. Es wird durch experimentelle Ermüdung des Liebestanzes, durch ausgeführte Kopulationen und vom Sättigungsgrad der Tiere nicht oder nur wenig beeinflusst. Es scheint hier ein saisonbedingtes, spezielles Aktivitätssoll vorzuliegen, dessen Aufgabe es ist, die Sexualpartner möglichst oft zusammenzuführen (s. PLETT 1962).

Ein hungriger Ameisenlöwe (*Euroleon nostras*) baut seinen Trichter nach Zerstörung bald wieder auf und geht in Lauerstellung. Durch schwache Fütterung wird die Bereitschaft, die Lauerstellung einzunehmen, nicht, die „Trichterbaustimmung“ mehr oder weniger gedämpft. „Nach einer Sattfütterung steckten die Ameisenlöwen irgendwo im Sand ohne Bereitschaftsstellung; die Trichter wurden erst nach vielen Tagen wieder aufgebaut.“ (PLETT 1962).

Gibt es Tiere, bei denen die tägliche aufgewendete Aktivität weitgehend unabhängig vom Sättigungsgrad u. ä. ist, die also ein bestimmtes „Aktivitätssoll“ abhandeln?

Nach LORENZ (1963) stehen die „Werkzeugaktivitäten“ (wie Laufen, Fliegen, Sich-Putzen, Nagen usw.), die ihre eigene Spontaneität haben und ihr eigenes Appetenzverhalten verursachen sollen, im Dienste von Nahrungserwerb, Fortpflanzung, Flucht und Aggression. Die Spontaneität der Werkzeugaktivitäten entspricht etwa den Anforderungen, die z. B. der Hunger an sie stellt. Satte Tiere laufen, schnüffeln usw. kaum weniger als hungrige. „Mäuse müssen nagen, Eichhörnchen umherhüpfen, um den Lebensunterhalt zu bestreiten. Wenn diese Notwendigkeit unter den Bedingungen der Laborgefangenschaft nicht besteht, müssen sie es ebenso, und zwar, weil alle Instinkthandlungen von einer inneren Reizproduktion hervorgebracht und nur in bezug auf das Jetzt und Hier ihrer Auslösung von Außenreizen gesteuert werden.“ (LORENZ; vgl. auch MEYER-HOLZAPFEL 1956.)

Verkürzt man die Phase des Zeitgebers, während der ein Tier aktiv ist (für Mäuse die Dunkelphase), so nimmt die Aktivität/h zu. Unterschreitet man eine kritische Länge (bei Mäusen etwa 9 Stunden), ist keine Steigerung der Aktivität/h mehr möglich, und die Gesamtaktivität nimmt rasch ab. Verlängert man dagegen die Aktivitätsphase, nimmt die Aktivität/h ab, so daß im Extremfall sogar die Gesamtaktivität/24h

geringer werden kann. Diese Ergebnisse von ASCHOFF und MEYER-LOHMANN (1955) legen es nahe, von einem Aktivitäts-„Soll“ oder „-Optimum“ zu sprechen (vgl. OSTERMANN'S „Aktivitätsbasis“, die einem quantitativen Jahresrhythmus unterliegt). Wird das Optimum unterschritten, so wird das physiologische Gleichgewicht des Organismus gestört.

Das Spielen von Zootieren in einem Alter, in dem wildlebende Tiere nicht mehr spielen, ist auf die gelockerte „Feldspannung“ (BALLY), durch die sich der Spielraum verbreitert, zurückzuführen (INHELDER 1955). Manche Tiere suchen aktiv nach Spielmöglichkeiten, um die Bewegungsenergien abzureagieren zu können (vgl. auch MEYER-HOLZAPFEL 1956). In enger Beziehung hierzu stehen die von HOLZAPFEL (1938, 1939) ausführlich untersuchten Bewegungstereotypien (s. auch TEMBROCK 1964). Dressuren von Zootieren werden nicht nur um des Vergnügens der Zuschauer willen erarbeitet, sondern stellen eine der Gesundheit der Tiere dienende Bewegungstherapie dar. Dies deutet bereits an, daß die von LORENZ u. a. geforderte Einhaltung eines Aktivitätssolls in Gefangenschaft nicht immer spontan verwirklicht wird, auch wenn normale Licht-Dunkel-Verhältnisse vorliegen.

Jeder Tierhalter kennt die Gefahren, die durch mangelnde Aktivität drohen: Träge Tiere neigen zu Muskel- und Skelettschwäche, zu Fettleibigkeit, Apathie und Zirkulationsstörungen (INHELDER 1955). Auch geräumige, nach modernen Erkenntnissen eingerichtete Gehege vermögen nicht immer Abhilfe zu schaffen. So steht z. B. den Mähnschafen (*Ammotragus lervii*) im Baseler Zoo ein schönes Klettergehege zur Verfügung, und doch laufen sich die Tiere die Klauen zu wenig ab, so daß sie von Zeit zu Zeit nachgeschnitten werden müssen.

PIECHOCKI (1958) empfiehlt zur Haltung von Zwergmäusen (*Micromys minutus*) Turmkäfige, damit die Tiere gezwungen sind, zwischen Hochnest, Futter und Wasser größere Strecken zu klettern.

Solche Beispiele aus der Haltung von Säugern zeigen, daß das Aktivitäts-„Soll“ nicht immer spontan eingehalten wird. Unter besonderen Umständen kann die Aktivitätsmenge jedoch auch erhöht werden. So bildet das Laufrad für Mäuse ein Aktivitätsstimulans: Stellt man Mäusen ein Laufrad in den Käfig, wird es intensiv benutzt, so daß die Aktivität/24h deutlich ansteigt (z. B. ZOLLHAUSER 1958). BRANT und KAVANAU (1965) untersuchten das Explorationsverhalten der Canyonmaus *Peromyscus crinitus* in einem komplexen, dreidimensionalen Labyrinth, in das eine Abteilung mit einem Laufrad eingebaut war. Wenn von den Mäusen das Laufrad benutzt wurde, stellten sie die Erkundung im Labyrinth weitgehend ein. Es ist jedoch schwer zu entscheiden, wie weit im Laufrad eine körperliche Ermüdung erzeugt wird, selbst wenn es gern und freiwillig benutzt wird (PRECHT, mdl.).

Im Folgenden soll diskutiert werden, wie sich verschiedene Umweltbedingungen auf die Aktivität der Muriden auswirken. Als Grundlage dazu dienen Versuche mit der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) (GELMROTH 1969).

Wenn das Nest jeden Tag zerstört wird und von den Waldmäusen wieder aufgebaut werden muß, bleibt die Aktivitätsmenge/24h gegenüber den Kontrollen fast gleich, während sich das Aktivitätsmuster ändert. Das Nest wird im wesentlichen nachts wieder hergerichtet, also zur normalen Aktivitätszeit. Das Nest hat Bedeutung für den Wärmehaushalt: Je kälter es ist, desto stärker bauen Ratten; auch hungrige bauen intensiver als gut ernährte (RICHTER 1927, KINDER 1927). Bei weißen Mäusen im Käfig ohne Nest wird die Gesamtaktivität durch Kältezittern vermehrt (ZOLLHAUSER 1958).

Überraschend ist der Befund an Waldmäusen, daß der Entzug des Nestmaterials keinen wesentlichen Einfluß auf die Aktivität hat. Nach HOLZAPFEL (1940) suchen viele Tiere bei „Schläfrigkeit“ Orte mit besonderen Schlafreizen. Entweder genügen den Waldmäusen die im Käfig vorhandenen taktilen Reize als Nestersatz, oder die

normale Aktivität ist, wie LORENZ u. a. annehmen, konstant und so bemessen, daß sie auch beim Einklinken des Tieres in einen bestimmten Funktionskreis nicht erhöht zu werden braucht. Welche Rolle das oft aus Getreidekörnern gebaute „symbolische“ Nest dabei spielt, ist ungeklärt.

Der Einfluß des Aufenthalts in *engen Käfigen* versprach weitere Aufschlüsse über das Problem der Aktivitätsmenge. Über dieses Thema liegen recht wenige und sich z. T. widersprechende Arbeiten vor.

Während WASHBURN et al. (1931) zwischen der Aktivität von Mäusen, die sie in engen Käfigen hielten, und solchen aus weiten Käfigen im Labyrinth keine wesentlichen Unterschiede fanden, kamen WOODS et al. (1960) zu anderen Ergebnissen. Sie hielten Testgruppen „frei“ (große Käfige mit Wippen usw.) und räumlich beengt in kleinen Käfigen. Die „frei“ gehaltenen Tiere machten im Labyrinth weniger Fehler und waren explorationsfreudiger als die Tiere aus den kleinen Behältnissen. HILL (1958) beobachtete, daß Albinoratten nach 47 Tagen in engen Behältern in normalen Käfigen mit Laufrad geringere Aktivität zeigten als eine Kontrollgruppe; nach etwa vier Tagen verwischte sich dieser Effekt. HILL (1956) sperrte weiße Ratten 0, 5, 24 und 46½ Stunden in sehr enge Käfige und ließ sie dann „frei“ laufen. Die Aktivität erwies sich mit Ausnahme einer Gruppe als eine ansteigende Funktion der Gefangenschaftsstunden.

Je länger Labormäuse in kleinen Käfigen gehalten worden waren, desto häufiger führten sie später eine erlernte Handlung (Drücken eines Hebels) aus (BARON et al. 1961).

Nach FOWLER (1963) hat bereits ein kurzer Aufenthalt in einer engen Startbox einen Effekt auf die Emotionalität von weißen Ratten. Die Box war mit dem Ziel durch einen 60 cm langen Gang verbunden, den die Versuchstiere um so schneller durchliefen, je kürzere Zeit sie in der Startbox festgehalten worden waren. FOWLER führt die Differenzen auf die unterschiedliche Explorationstätigkeit im Laufgang zurück.

MOYAT (1957) untersuchte den Nahrungsverbrauch von Labormäusen. Sofern diese in geräumigen Käfigen gehalten wurden, unterschieden sich die täglich aufgenommenen Mengen eines Standardfutters im statistischen Mittel nur unwesentlich von denen im Lauftrömmelrevier, die allgemein 20% höher lagen. Viel kleinere Mengen wurden dagegen unter Engekäfigverhältnissen gemessen (bis 40% unter dem Normalwert).

Offensichtlich spielt die Dauer von Ruhepausen eine Rolle. Nach SHIRLEY (1928 a) steigt die Aktivität von Ratten in Lauftrömmeln nach ein- bis zweitägigen Ruhepausen um rund 25% an, nach häufigeren oder längeren Pausen dagegen nicht. Männliche Ratten zeigten nach 24stündiger erzwungener Ruhe eine leichte Aktivitätssteigerung, nach 6- und 12stündiger Ruhe einen signifikanten Aktivitätsabfall (SIEGEL, zit. nach MUNN 1950).

Das Aktivitätsmuster der Waldmaus im kleinen Käfig ist verwaschener als das unter „Normal“-Bedingungen, was gut mit ZOLLHAUSERS Ergebnissen übereinstimmt. Im engen Käfig sind die Schübe der nächtlichen Aktivität von *Clethrionomys glareolus* zahlreicher, bei Vergrößerung des Lebensraumes weniger zahlreich, aber länger (DURUP und SAINT GIRONS 1958). Einflüsse dieser Art lassen sich bei den Waldmäusen nicht sicher nachweisen. Dagegen entspricht der Aktivitätsanstieg im Normalkäfig nach eintägigem Aufenthalt im kleinen Käfig recht gut den Literaturangaben. Man gewinnt den Eindruck, als würde die Aktivitätsverminderung im engen Käfig am nächsten Tag im großen teilweise wettgemacht. Allerdings darf nicht übersehen werden, daß der enge Käfig keine vollständige Aktivitätsstauung bewirkt. Bei den Waldmäusen im kleinen Käfig ist die Aktivität nur gering in bezug auf die Dauer, stärker in bezug auf die Intensität herabgesetzt. Einen Teil der Aktivität wird man den Ausbruchversuchen zuschreiben müssen.

Der *Einfluß von Hunger und Durst* auf die „Werkzeugaktivität“ Laufen (s. S. 229) kann am besten durch kontinuierlichen oder periodischen Entzug von Nahrung und/oder Wasser studiert werden. An Mäusen und Ratten sind zahlreiche Versuche zu diesem Thema gemacht worden. Dabei blieb meistens unentschieden, ob der Hunger als physiologischer Zustand oder ob die Stauung der Instinkthandlungen des Freßvorganges wirksam waren (PRECHT 1960).

Ein dem 24-Stunden-Rhythmus unterlagerter Kurzzeitrhythmus wird von PEARSON (1962) als Hungerrhythmus definiert. Von RICHTER (1927) und STIER (1930) wurden bei der Ratte bzw. der Labormaus Zusammenhänge zwischen den Kontraktionen des Magens oder des Darmes und den Kurzzeitrhythmen festgestellt (vgl. auch SOLARZ 1958 und WIEPKEMA et al.

1966). Bei der Ratte zeigte sich andererseits hungermotivierte Aktivität auch, wenn der Magen operativ entfernt worden war, oder nach Durchtrennung der Nerven zwischen Magen und höheren Zentren (MUNN 1950).

Versuche mehrerer Autoren ergaben, daß nicht nur Futterentzug, sondern auch die Zusammensetzung verschiedener Diäten das Verhalten beeinflussen. So fand PECZENIK (1927) an weißen Mäusen, daß eiweißreiche Nahrung die Aktivität steigert. COWLEY und GRIESEL (1964) fütterten acht Rattenweibchen (P-Generation) und die F₁-Generation mit einer Eiweißmangeldiät. Als Folge zeigten die Tiere der P-Generation stärkeren Nestbau und langsames Heimfinden zum Nest als sechs Kontrolltiere. Die Tiere der F₁-Generation waren furchtsamer, horteten mehr Futter und hatten mehr Erythrocyten als Normaltiere.

GRODZINSKI (1962) hielt Vertreter von *Apodemus agrarius*, *Clethrionomys glareolus* und *Microtus agrestis* bei verschiedenen Diäten. Hoher Kaloriengehalt senkte bei allen Tieren die Aktivitätszeit 24h, geringer Kaloriengehalt ließ die Aktivität gegenüber Versuchen mit normaler Diät ansteigen. Der Nahrungsverbrauch war negativ mit dem Kaloriengehalt korreliert (vgl. auch LAWRENCE und MASON 1955). Umgekehrt fraßen Ratten bei langer Laufzeit in einer Aktivitätstrommel eher weniger als bei kurzer Laufdauer oder ganz ohne Lauftrad, aber niemals qualitativ verschieden (TRIBE 1954). Bei *Clethrionomys glareolus* ist die Aktivitätsdauer je nach Biotop verschieden, was BUCHALCZYK (1964) auf die unterschiedlichen Nahrungsangebote zurückführt.

Bei *Peromyscus* sind bei niederen Temperaturen sowohl der Nahrungsverbrauch als auch die Aktivität vermindert, bei *Microtus* nur die Aktivität, der Nahrungsverbrauch aber erhöht (HATFIELD 1940).

Nahrungsentzug zieht eine Schwelkenerniedrigung für normale Stimuli nach sich und erhöht somit die allgemeine Erregbarkeit und Explorationsbereitschaft (CAMPBELL und SHEFFIELD 1953, ADLERSTEIN und FEHRER 1955, BARNETT 1956, STACKHOUSE et al. 1960, WOODS und DAVIDSON 1962). DASHIELL (1925, zit. nach HALL et al. 1960) fand, daß hungrige Ratten in einem Schachbrettlabyrinth mehr Felder/Zeiteinheit betreten als satte, was HALL et al. (1960) nicht bestätigen konnten.

Nach MONTGOMERY (1953) ist der Erkundungsdrang ein primärer Trieb, der durch andere primäre Triebe (Hunger, Durst als den biologisch wichtigeren) herabgesetzt werden kann.

Futter- und/oder Wasserentzug beeinflussen die Ausführgänge und -geschwindigkeit angeborener Handlungen (z. B. Horten von Nahrung und Gegenständen) wie erlernter (Labyrinthversuche): McCAIN et al. 1964, EARL 1957, SOLARZ 1958. WASHBURN et al. unterscheiden zwischen „hungergetriebenen“ und „aktivitätsgetriebenen“ Labormäusen. Erstere durchlaufen im Hungerzustand ein Labyrinth schneller als gewöhnlich, letztere nicht.

Hungernde Muriden zeigen im allgemeinen erhöhte motorische Aktivität (HOSKINS 1925, CAMPBELL und SHEFFIELD 1953, HALL et al. 1960, MUNN 1960). Dabei sind die Unterschiede zwischen zyklischem und kontinuierlichem Entzug nur gering. Wasserentzug alleine bewirkt bei Ratten nur geringe Änderungen der Aktivität (BOLLES 1965). Ratten zeigen bei zeitlich begrenzter Fütterung größere Aktivität als ad libitum gefütterte Kontrolltiere (BROCK et al. 1962).

DRAPER (1967) bestimmte nach verschiedenen Kriterien die Folgen eines Nahrungs- und Wasserentzugs bei weißen Ratten. Hungerperioden führten bei 30 und 60 Tage alten Tieren zu einer Steigerung bestimmter Handlungen, Durstperioden bedingten eine Steigerung der Aktivität. 100 Tage alte Ratten, die zum dritten Male eine Hungerperiode durchmachten, zeigten auch nach deren Beendigung eine gesteigerte Aktivität (weniger ausgeprägt bei Durstversuchen). Ratten, die mit 100 Tagen erstmals hungerten, wurden dadurch nur geringfügig beeinflusst.

FRENCH (1956, zit. nach L. E. BROWN 1962) zeigte, daß Wasserentzug bei *Peromyscus maniculatus sonoriensis* unter 30% des normalen Verbrauchs auch die Nahrungsaufnahme verminderte. Das Körpergewicht stabilisierte sich dabei auf einer niedrigeren Höhe, die Aktivität wurde reduziert. CHEW und HINEGARDNER (1955) fanden bei der weißen Maus ebenfalls eine Einschränkung der Nahrungsaufnahme bei einem um 50% verminderten Wasserangebot (vgl. auch BING und MENDEL, zit. nach L. E. BROWN 1962). Wird Albinoratten nur das Wasser entzogen, so erhöht sich die Aktivität, aber nicht progressiv wie bei Nahrungsentzug (HALL 1955). Der Drang zum Wasser ist mindestens ebenso stark wie der zum Futter und nach 24 Stunden am größten (WARNER 1928).

WIEGERT (1961) untersuchte den O₂-Verbrauch von *Microtus p. pennsylvanicus* und fand zwischen normalen und hungernden Tieren keine signifikanten Unterschiede. Nach HOSKINS' (1927) Versuchen scheinen Aktivitätszeit/24h und Grundumsatz nicht miteinander korreliert zu sein. Bei hungernden *Perognathus*-Arten nimmt der O₂-Verbrauch ab, besonders, wenn noch ein Temperaturstress hinzukommt (CHEW et al. 1965).

Ratten, denen die Nahrung gänzlich entzogen war, schwammen länger als Kontrolltiere, bevor sie Anzeichen von Erschöpfung zeigten (UYENO und GRAHAM 1965)! BEATON und FELEKI (1966) berichten über den Einfluß verschiedener Diäten auf die Schwimmdauer von Ratten.

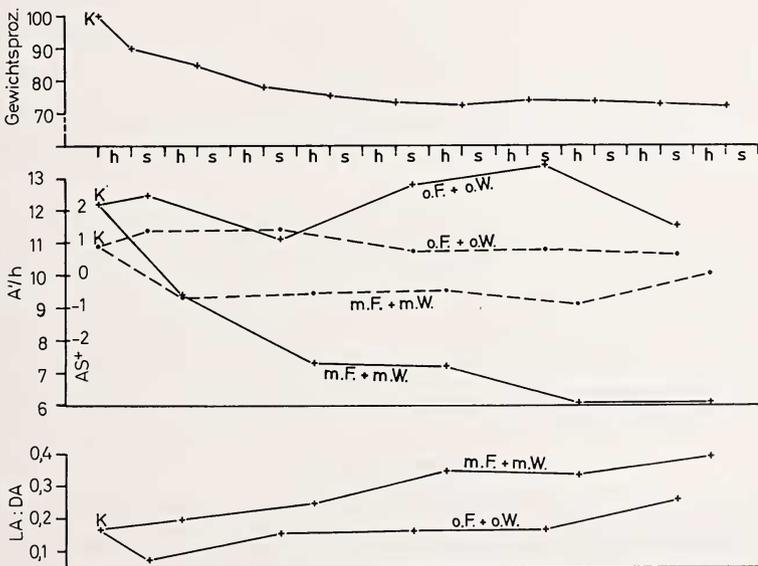
In den Versuchen über den Einfluß von Nahrungs- und Wasserentzug bei *Apodemus sylvaticus* (GELMROTH 1968) erwiesen sich Aktivitätsmenge und in gewissem Maße das Aktivitätsmuster als „metabolische“ Größen (LOHMANN 1967).

Abb. 1 gibt die Analyse der Aktivität von den sechs Waldmäusen wieder, die im Wechsel von Hungertagen und Tagen mit Futter und Wasser ohne Unterbrechung 20 Tage im Versuch waren.

Die obere Kurve zeigt die Gewichtsentwicklung einer Kontrollgruppe von sechs Tieren (eins starb nach dem 5. Hungertag) unter gleichen Ernährungsbedingungen. Die Tiere wurden jeweils am Ende einer Hungerperiode, also rund alle 48 Stunden, gewogen. Das Gewicht nahm zunächst rasch ab und stabilisierte sich ab dem 5. Hungertag (= 9. Versuchstag) zwischen 70 und 75 % des Ausgangsgewichtes (Punkt „K“ in Abb. 1).

Die A'/h-Kurven geben die durchschnittliche Aktivitätszeit/h, gemittelt über 24 Stunden, wieder; es wurden stets zwei Tage zusammengefaßt. Die A'/h-Kurve für die Tage mit Futter und Wasser verläuft annähernd gleichsinnig mit der Gewichtskurve. — Dies ist die einzige Versuchsserie, die einen signifikanten Unterschied der Aktivitätsmenge zum Kontrollversuch erbrachte. An den Tagen ohne Futter und Wasser schwankt die Aktivitätsmenge um den Wert, den sie unter „Normal“-Bedingungen hat.

Die Differenz zwischen beiden Kurven entspricht der Aktivitätsmenge, die an den Tagen ohne Futter und Wasser dem Appetenzverhalten zuzuschreiben ist (vgl. SEIPELT und WOLFF 1964). Diese Aktivitätsmenge ist zuerst gering, nimmt aber mit der Verschlechterung des Allgemeinzustandes der Tiere (s. Gewichtskurve) und der damit verbundenen Aktivitätsabnahme an den Tagen mit Futter und Wasser zu. Das Appetenzverhalten hängt also wenigstens teilweise vom physiologischen Zustand der Mäuse ab und geht nicht nur auf die Stauung von Instinkthandlungen der Nahrungsaufnahme zurück; denn an den eingeschalteten Tagen mit Futter und Wasser konnten alle Tiere



Apodemus sylvaticus, alternierend ohne/mit Futter und Wasser; o. F. + o. W. = Tage ohne Futter und Wasser, m. F. + m. W. = Tage mit Futter und Wasser. Obere Kurve: Gewichtsentwicklung. Mittlere Kurven: ausgezogen = Aktivitätsmenge (durchschnittliche Aktivitätsminuten/h, gemittelt über 24 h), gestrichelt = AS*. Untere Kurven: LA : DA (Tag : Nachtaktivität).

während der gesamten Versuchsdauer alle zur Nahrungsaufnahme gehörenden Instinkthandlungen ablaufen lassen. Wie diese „metabolischen“ Ursachen im einzelnen beschaffen sind, muß hier ungeklärt bleiben. Auf der anderen Seite ist es interessant, daß an den Tagen ohne Futter und Wasser die Aktivitätsmenge kaum über den Wert der Kontrollen (Punkt „K“) hinausgeht, was für die LORENZsche These (S. 229) spricht.

Entsprechend den Veränderungen des Aktivitätsmusters verschiebt sich auch der Aktivitätsschwerpunkt: AS⁺ ist an den Tagen mit Futter und Wasser — abgesehen vom letzten Kurvenpunkt — negativ (Abb. 1), an den Tagen ohne Futter und Wasser stets positiv.

An den Tagen ohne Futter und Wasser sinkt der relative Anteil der Tagaktivität zunächst, um dann wieder anzusteigen. Da die Gesamtaktivität ohne ersichtliche Tendenz schwankt, beruht der Anstieg auf einer absoluten Erhöhung der Tagaktivität. Es zeigt sich aber, daß den Punkten mit relativ geringer Gesamtaktivität ein verhältnismäßig hoher Anteil der Tagaktivität an den Aktivitätsminuten/24h entspricht und vice versa.

Es hat sich gezeigt, daß bei den Waldmäusen die Männchen aktiver sind als die Weibchen (GELMROTH 1969). Deshalb soll die Bedeutung der *Sexualhormone* für die Aktivität der Muriden erwähnt werden.

Kastration und Ovariectomie verringern die Aktivität von Ratten oft in erheblichem Ausmaß (HOSKINS 1925, 1927, DURRAND 1927, GANS 1927, RICHTER und WISLOCKI 1928, TUTTLE und DYKSHORN 1929, SLONAKER 1930, RICHTER 1933, STONE und BARKER 1934, HUNT und SCHLOSBERG 1939, MUNN 1950). Die Verminderung der Aktivität nach Kastration geht nicht mit einer Verminderung des Grundumsatzes parallel, während z. B. nach Thyroidektomie der Grundumsatz sinkt, die Lebhaftigkeit jedoch nicht beeinträchtigt wird (HOSKINS 1927). Bei noch nicht geschlechtsreifen Tieren hat die Operation keinen Einfluß auf die Aktivitätsmenge (TUTTLE und DYKSHORN 1928, 1929).

Bei ovariectomierten Ratten bewirkt die Injektion von Ovariumextrakt keine Aktivitätsvermehrung (HOSKINS 1927). Dagegen steigert die Implantation von Ovarien in ovariectomierten Ratten die Aktivität; Implantate von Hoden in kastrierte Männchen und ovariectomierte Weibchen haben den gleichen Erfolg. Dabei ist die Wirkung der Ovarienimplantate stärker als die der Hodenimplantate, die Wirkung der letzteren bei den Männchen durchgreifender als bei den Weibchen (RICHTER und WISLOCKI 1928).

Zur Zeit der Fortpflanzungsbereitschaft bewirkt die vermehrte Ausschüttung von Sexualhormonen eine Aktivitätssteigerung. So geht dem Ovarialzyklus der Mäuse- und Rattenweibchen eine Veränderung der Aktivitätsmenge parallel (vgl. z. B. die Zusammenfassung der Literatur über Ratten bei MUNN 1950). Bei verschiedenen Mäusearten ist das Ansteigen der Aktivität während der Fortpflanzungszeit bekannt, die sich im Freilandversuch durch erhöhte Fangzahlen manifestiert.

Die Versuche mit der Waldmaus ergeben, zusammenfassend betrachtet, im Hinblick auf das Einhalten eines Aktivitäts-„Solls“ folgendes Bild: Die Aktivität kann unter gewissen Umständen vermindert werden (Krankheit, s. GELMROTH 1969; Aufenthalt in engen Käfigen; im Versuch „hungrig — satt“ an den Tagen mit Futter und Wasser). Nestbau und Fehlen des Nestes lösen keine zusätzliche Aktivität aus. Säugende Weibchen (s. GELMROTH 1969) sind aktiver als nichtsäugende. Es scheint also die Tendenz zu bestehen, auch unter ungewöhnlichen Umweltbedingungen ein Aktivitäts-„Soll“ einzuhalten. Dieses Prinzip kann aber in bestimmten Fällen durchbrochen werden.

Zusammenfassung

Die Höhe der täglichen Aktivität weicht bei manchen Tieren in Gefangenschaft oder unter Versuchsbedingungen von der freilebender Artgenossen ab. Bei der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) wird die Aktivität durch Nestbau, Wegnahme des Nestmaterials und Einsperren in kleine Käfige gegenüber der Aktivität unter „Normal“-Bedingungen (mit Nest, Futter und

¹ Der Aktivitätsschwerpunkt (AS) teilt die Aktivitätsmenge während der Dunkelzeit — nicht wie die Aktivitätsmitte die Aktivitätszeit — in zwei Hälften. Er wird wie die Aktivitätsmitte (Phasenwinkeldifferenz) in Beziehung zur Mitte der Dunkelzeit gesetzt (AS⁺); s. GELMROTH 1969.

Wasser) nicht signifikant verändert. Entzieht man den Mäusen alle zwei Tage Futter und Wasser, so bleibt die Aktivitätsmenge an den Tagen ohne Futter und Wasser nahezu unverändert, sinkt aber an den dazwischen liegenden Tagen mit Futter und Wasser ab. Säugende Weibchen sind aktiver als nichtsäugende. Krankheiten können die Aktivitätsmenge beeinflussen.

Summary

The level of daily activity of some animals differs under the conditions of captivity or experiments from that of freeliving animals. Nest building, lacking of nest material, and confinement in a small cage have — in comparison to the activity under "normal" conditions (with nest, food, and water) — no significant influence upon the activity level of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). If one withdraws food and water each second day, the activity decreases at the days with food and water, but it remains at the "normal" standard during the days without food and water. Nursing females are more active than not-nursing ones. Sickness can influence the activity level.

Literatur

- ADLERSTEIN, A., and FEHRER, E. (1955): The effect of food deprivation on exploratory behavior in a complex maze. *J. comp. physiol. Psychol.* **48**, 250—253.
- ASCHOFF, J. (1965): Die Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere. — *Rev. Suisse Zool.* **71**, 528—557.
- ASCHOFF, J., und MEYER-LOHMANN, J. (1955): Die Aktivität gekäfigter Grünfinken im 24h-Tag bei unterschiedlicher Lichtzeit mit und ohne Dämmerung. *Z. Tierpsychol.* **12**, 254—265.
- BARNETT, S. A. (1956): Behaviour components in the feeding of wild and laboratory rats. *Behaviour (Leiden)* **9**, 24—43.
- BARON, A., ANTONITIS, J., and BEAGLE, R. H. (1961): Effects of activity deprivation upon bar pressing. *J. comp. physiol. Psychol.* **54**, 291—293.
- BEATON, J. R., and FELEKI, V. (1966): The effect of nutritional state on ability of the rat to swim to exhaustion. *Canad. J. Physiol.* **44**, 597—603.
- BERGSTEDT, B. (1965): Distribution, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in southern Sweden. *Oikos* **16**, 132—160.
- BOLLES, R. C. (1965): Effects of deprivation conditions upon the rat's home cage behavior. *J. comp. physiol. Psychol.* **60**, 244—248.
- BRANT, D. H., and KAVANAU, J. L. (1965): Exploration and movement patterns of the canyon mouse *Peromyscus crinitus* in an extensive laboratory enclosure. *Ecology* **46**, 452—461.
- BROCK, N., BARTLING, H., and WILK, W. (1962): Zur Ernährung der Laboratoriumstiere. 3. Mitteilung: Technische Probleme und Erfahrungen bei der Herstellung und Darreichung der Altromin-Standarddiäten für Versuchstiere. *Arzneim. Forsch. (Drug Res.)* **12**, 507—517.
- BROWN, L. E. (1962): Home range in small mammal communities. *Surv. biol. Progr.* **4**, 131—179.
- BUCHALCZYK, T. (1964): Daily activity rhythm in rodents under natural conditions. *Acta theriol.* **9**, 357—362.
- CAMPBELL, B. A., and SHEFFIELD, F. D. (1953): Relation of random activity to food deprivation. *J. comp. physiol. Psychol.* **46**, 320—322.
- CHEW, R. M., and HINEGARDNER, R. T. (1955): Effects of chronic insufficiency of drinking water in white mice. *J. Mammal.* **38**, 361—377.
- CHEW, R. M., LINDBERG, R. G., and HAYDEN, P. (1965): Circadian rhythm of metabolic rate in pocket mice. *J. Mammal.* **46**, 477—494.
- COWLEY, J. J., and GRIESEL, R. D. (1964): Low protein diet and emotionality in the albino rat. *J. genet. Psychol.* **104**, 89—98.
- DRAPER, W. A. (1967): A behavioural study of the home-cage activity of the white rat. *Behaviour (Leiden)* **28**, 280—306.
- DURRANT, E. P. (1927): Studies on vigor. XI. Regulation of hysterectomy to voluntary activity in the white rat. *Amer. J. Physiol.* **82**, 14—18.
- DURUP, H., et SAINT GRONS, M.-C. (1958): Quelques aspects du rythme nyctéméral d'activité du campagnol roux *Clethrionomys glareolus* (Schreber) 1780. *Mammalia* **22**, 505—526.
- EARL, R. W. (1957): Motivation, performance and extinction. *J. comp. physiol. Psychol.* **50**, 248—251.
- FOWLER, H. (1963): Exploratory motivation and animal handling: The effect on runway performance of start-box exposure time. *J. comp. physiol. Psychol.* **56**, 866—871.
- GANS, H. M. (1927): Studies on vigor. XIV. Effects of fractional castration on the voluntary activity of male albino rats. *Endocrinol.* **11**, 145—148.
- GELMROTH, K. G. (1968): Der Einfluß verschiedener Umweltbedingungen auf die lokomotorische

- rische Aktivität der Muriden, mit besonderer Berücksichtigung der Waldmaus, *Apodemus sylvaticus*. Diss. Kiel 1968, 76 S.
- (1969): Über den Einfluß verschiedener äußerer und innerer Faktoren auf die lokomotorische Aktivität der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*). Z. wiss. Zool. Im Druck.
- GRODZIŃSKI, W. (1962): Influence of food upon the diurnal activity of small rodents. Symp. theriol., Prag, 134—140.
- HALL, J. F. (1955): Activity as a function of restricted drinking schedule. J. comp. physiol. Psychol. 48, 265—266.
- HALL, J. F., LOW, L., and HANFORD, P. (1960): A comparison of the activity of hungry, thirsty, and satiated rats in the Dashiell checkerboard maze. J. comp. physiol. Psychol. 53, 155—158.
- HART, J. S. (1964): Geography and season: mammals and birds. Handbook of Physiology 4. Adaptation to the environment. Amer. Physiol. Soc. Washington 1964, 295—321.
- HATFIELD, D. M. (1940): Activity and food consumption in *Microtus* and *Peromyscus*. J. Mammal. 21, 29—36.
- HILL, W. F. (1956): Activity as an autonomous drive. J. comp. physiol. Psychol. 49, 15—19.
- (1958): The effect of long confinement on voluntary wheel-running by rats. J. comp. physiol. Psychol. 51, 770—773.
- HOLZAPFEL, M. (1938): Über Bewegungsstereotypien bei gehaltenen Säugern. I. Mitteilung: Bewegungsstereotypien bei Caniden und *Hyaena*. — II. Mitteilung: Das „Weben“ der Pferde. Z. Tierpsychol. 2, 46—72.
- (1939): Über Bewegungsstereotypien bei gehaltenen Säugern. III. Mitteilung: Analyse der Bewegungsstereotypie eines Gürteltieres (*Dasyurus villosus* DESM.). Der Zool. Garten (NF) 10, 184—193.
- (1939): Über Bewegungsstereotypien bei gehaltenen Säugern. IV. Mitteilung: Analyse des „Webens“ bei zwei Lippenbären. Z. Tierpsychol. 3, 151—160.
- (1939): Die Entstehung einiger Bewegungsstereotypien bei gehaltenen Säugern und Vögeln. Rev. Suisse Zool. 46, 567—580.
- (1940): Triebbedingte Ruhezustände als Ziel von Appetenzhandlungen. Naturwiss. 28, 273—280.
- HOSKINS, R. G. (1925): Studies on vigor. VI. The effect of starvation on the spontaneous activity of castrated rats. Endocrinol. 9, 403—406.
- (1927): Studies on vigor. XVI. Endocrine factors in vigor. Endocrinol. 11, 97—105.
- HUNT, J. McV., and SCHLOSBERG, H. (1939): The influence of illumination upon general activity in normal, blinded and castrated male white rats. J. comp. Psychol. 28, 285—298.
- INHEDLER, E. (1955): Zur Psychologie einiger Verhaltensweisen — besonders des Spiels — von Zootieren. Z. Tierpsychol. 12, 88—144.
- KALABUKHOV, N. I. (1940): The daily cycle of animals' activity. — Uspeki Sovremennoi Biol. 12, 1—24. (Russ.; engl. Übersetzg.: Bureau of Animal Population, Oxford Univ., England; TRANS. 87. F. 981 H.).
- KINDER, E. F. (1927): A study of the nest-building activity of the albino rat. J. exper. Zool. 47, 117—162.
- LAWRENCE, D. H., and MASON, W. A. (1955): Intake and weight adjustments in rats to changes in feeding schedule. J. comp. physiol. Psychol. 48, 43—46.
- LOHMANN, M. (1967): Zur Bedeutung der lokomotorischen Aktivität in circadianen Systemen. Z. vgl. Physiol. 55, 307—332.
- LORENZ, K. (1963): Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression. Dr. G. Borotha-Schoeler Verlag, Wien 1963, 391 S.
- MC CAIN, G., GARRETT, B. L., REED, C., MEAD, G., and KUENSTLER, R. (1964): Effects of deprivation on hoarding of objects other than the deprived material. Anim. Behav. 12, 409—415.
- MELCHERS, M. (1963): Zur Biologie und zum Verhalten von *Cupiennius salei* (Keyserling), einer amerikanischen Ctenide. Zool. Jb. Syst. 91, 1—90.
- MEYER-HOLZAPFEL, M. (1956): Über die Bereitschaft zu Spiel- und Instinkthandlungen. Z. Tierpsychol. 13, 442—462.
- MONTGOMERY, K. C. (1953): The effect of the hunger and thirst drives upon exploratory behavior. J. comp. physiol. Psychol. 46, 315—319.
- MOYAT, N. L. (1950): Über den Einfluß von Licht und Aktivität auf endogene Stoffwechselrhythmen bei Kleinsäugern und Vögeln. Z. vgl. Physiol. 40, 397—414.
- MUNN, N. L. (1950): Handbook of psychological research on the rat. Houghton Mifflin Comp. Boston, Chicago, Dallas, Atlanta, San Francisco 1950, 598 S.
- ODHIAMBO, T. R. (1966): The metabolite effects of the corpus allatum hormone in the male desert locust. II. Spontaneous locomotor activity. J. exper. Biol. 45, 51—63.
- OSTERMANN, K. (1956): Zur Aktivität einheimischer Muriden und Gliriden. Zool. Jb. Physiol. 66, 355—388.

- PEARSON, A. M. (1962): Activity patterns, energy metabolism, and growth rate of the voles *Clethrionomys rufocanus* and *C. glareolus* in Finland. Ann. Zool. Soc. "Vanamo" 24, I—II + 1—58.
- PECZENIK, O. (1962): Über den Einfluß der Nahrung auf Aktivität und Ruhe. Pflügers Arch. ges. Physiol. 217, 696—698.
- PIECHOCKI, R. (1958): Die Zwergmaus. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt 1958, 56 S.
- PLETT, A. (1962): Untersuchungen zum Appetenzverhalten der Springspinne *Epbiblemum scenicum* Cl. (Salticidae) und des Ameisenlöwen *Euroleon nostras* Fourcr. (Myrmelionidae). Zool. Anz. 169, 280—291.
- PRECHT, H. (1960): Triebbedingtes Verhalten bei Tieren. — Z. exper. u. angew. Psychol. 7, 198—210.
- PRECHT, H., und FREYTAG, G. (1958): Über Ermüdung und Hemmung angeborener Verhaltensweisen bei Springspinnen (Salticidae). Zugleich ein Beitrag zum Triebproblem. Behaviour (Leiden) 8, 10—211.
- REICHSTEIN, H. (1962): Beiträge zur Biologie eines Steppennagers, *Microtus (Phaeomys) brandti* (Radde, 1861). Z. Säugetierkd. 27, 146—163.
- RICHTER, C. P. (1927): Animal behavior and internal drives. Quart. Rev. Biol. 2, 307—343.
- (1933): The effect of early gonadectomy on the gross body activity of rats. Endocrinol. 14, 445—450.
- RICHTER, C. P., and WISLOCKI, G. B. (1928): Activity studies on castrated male and female rats with testicular grafts, in correlation with histological studies of the grafts. Amer. J. Physiol. 86, 651—660.
- SEIFELD, H., und WOLFF, K. (1964): Über den Einfluß von jahrelang eingehaltenen Zucht- und Pflegebedingungen auf die 24-Stunden-Rhythmik der Spontanaktivität von Albinomäusen. Z. Versuchstierkd. 4, 17—24.
- SHIRLEY, M. (1928): Studies in activity. 2. Activity rhythmus; age and activity; activity after rest. J. comp. Psychol. 8, 159—186.
- SLONAKER, J. R. (1930): The effect of the excision of different sexual organs on the development, growth and longevity of the albino rat. Amer. J. Physiol. 93, 307—317.
- SOLARZ, A. K. (1958): Effects of hydration on the running and drinking performance of thirsty rats. J. comp. physiol. Psychol. 51, 146—151.
- STACKHOUSE, S. P., BURNS, N. M., and WOHLFORD, J. (1960): Note on exploratory behavior. J. comp. physiol. Psychol. 53, 194—196.
- STIER, J. B. (1930): "Spontaneous activity" of mice. J. gen. Psychol. 4, 67—99.
- STONE, C. P., and BARKER, R. G. (1934): Spontaneous activity, direct and indirect measures of sexual drive in adult male rats. Proc. Soc. exper. Biol. Med. 32, 195—199.
- TEMBROCK, G. (1964): Neuropsychologische Grundlagen des Instinktverhaltens in ethologischer Sicht. Nova Acta Leopoldina 28, 343—360.
- TRIBE, D. E. (1954): The influence of exercise on the selection of food by rats. Brit. J. anim. Behav. 2, 140—143.
- TUPIKOWA, N. W., und KULIK, I. L. (1954): Die Tagesaktivität der Mäuse und ihre geographische Variation. Zool. Ž. 33, 433—442 (Russ.).
- TUTTLE, W. W., und DYKSHORN, S. (1928): The influence of castration and ovariectomy on spontaneous activity and ability to learn. Proc. Soc. exper. Biol. Med. 25, 469—470.
- UYENO, E. T., and GRAHAM, R. A. (1965): The effect of food deprivation of rats on swimming to exhaustion. Behaviour (Leiden) 26, 351—356.
- WARNER, L. H. (1928): A study of thirst behavior in the white rat by means of the obstruction method. J. gen. Psychol. 35, 178—192.
- WASHBURN, M. F., COLLENS, E. L., und UPJOHN, E. (1931): The relation to hunger and activity drives of the factor of habituation to the maze. J. comp. Psychol. 12, 421—427.
- WIEGERT, R. G. (1961): Respiratory energy loss and activity patterns in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus pennsylvanicus*. Ecology 42, 245—253.
- WIEPKEMA, P. R., DE RUITER, L., und REDDINGIUS, J. (1966): Circadian rhythms in feeding behaviour of CBA mice. Nature 209, 935—936.
- WOODS, P. J., and DAVIDSON, E. H. (1962): Exploration behavior and food deprivation. Amer. Psychol. 17, 394.
- WOODS, P. J., RUCKELSHAUS, S. I., and BOWLING, D. M. (1960): Some effects of "free" and "restricted" environmental rearing conditions upon adult behavior in the rat. Psychol. Rep. 6, 191—200.
- ZOLLHAUSER, M. (1958): Versuche über Ruhe- und Aktivitätsperioden bei verschiedenen Mäusearten. Z. vgl. Physiol. 40, 642—663.